

Untersuchungen
des phototropischen Induktionsvorganges
an *Helianthus*-Keimlingen

Inaugural-Dissertation

zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Ludwig-Maximilians-Universität
zu München

vorgelegt

von

Rosemarie Diemer

aus

Höchstädt/Donau

November 1961

1. Berichterstatter: Prof. Dr. L. BRAUNER
2. Berichterstatter: Prof. Dr. H. MERXMÜLLER

Tag der mündlichen Prüfung: 21. VI. 1961



Sonderdruck aus
Planta, Bd. 57, Heft 2, S. 111—137 (1961)
Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg

Aus dem Botanischen Institut der Universität München

UNTERSUCHUNGEN DES PHOTOTROPISCHEN INDUKTIONSVORGANGES AN *HELIANTHUS*-KEIMLINGEN

Von

ROSEMARIE DIEMER

Mit 17 Textabbildungen

(Eingegangen am 15. April 1961)

A. Einleitung

Nach der Entdeckung der Wuchsstoffe ergab sich bald das Problem, wie die in einseitig belichteten Organen von WENT (1929) gefundene Asymmetrie des Wuchsstoffgehaltes zustande kommt. Zur Deutung wurden im Laufe der Zeit folgende Hypothesen vorgeschlagen:

1. Eine photische Zerstörung des Wuchsstoffes (PAAL 1918, BURKHOLDER u. JOHNSTON 1937, REINERT 1953, BÜNNING u. REISNER 1956). Diese Inaktivierungstheorie wird unter anderem durch die Versuche von GALSTON (1949) u. BRAUNER (1953) gestützt, die in vitro bei Anwesenheit von Riboflavin eine Zerstörung der β -IES durch Licht feststellen konnten.

2. Eine asymmetrische Wuchsstoffneubildung [OPPENORTH (1941)], bzw. eine Umwandlung gebundener Auxine in ihre freie, aktive Form (VAN OVERBEEK, DE VASQUEZ and GORDON 1946, THIMANN 1949, AUDUS u. BROWNBRIDGE 1957).

3. Eine Ablenkung der im ganzen unverändert bleibenden Wuchsstoffzufuhr. Hierfür sprechen vor allem die Ergebnisse von BOYSEN-JENSEN (1928), WENT (1929), DU BUY (1933) und von BRIGGS u. Mitarb. (1957). Gegen das Vorkommen eines solchen Wuchsstoffquertransportes beim Phototropismus sprechen hingegen neuere Untersuchungen der Wuchsstoffverteilung mit radioaktiver β -IES 2 C^{14} (vgl. GORDON u. EIB 1956, BÜNNING u. REISNER 1956, REISNER 1958).

Bei kritischer Betrachtung erweisen sich jedoch diese an und für sich überzeugenden Versuche als nicht ganz zuverlässig: Da man bei der Messung nur das markierte C-Atom erfaßt, nicht aber das gesamte Molekül, läßt sich über die wirkliche Konzentration des Wuchsstoffes in den beiden Organhälften nur wenig aussagen, da mit der Möglichkeit eines Zerfalls der sehr labilen radioaktiven Verbindung gerechnet werden muß.

4. Eine physiologische Polarisierung des gereizten Organs. Diese Annahme erscheint bereits durch ältere Angaben in der Literatur gerechtfertigt: WALLER (1903), BOSE (1907) und BRAUNER (1927) zeigten, daß bei einseitiger Belichtung die der ehemaligen Lichtquelle zugekehrte

Seite elektronegativ wird. Es liegt wohl nahe, daß diese physikalische Polarisation auch eine physiologische Asymmetrie der beiden Flanken zum Ausdruck bringt.

Gleichzeitig erhebt sich hiermit aber die Frage, ob diese primäre Polarisation an die Gegenwart von Auxin gebunden ist, oder ob im Organ zunächst ein vorbereitender, determinierender Prozeß stattfindet, der dann auch symmetrisch zuströmendes Auxin asymmetrisch wirken läßt. Für diese letztgenannte Möglichkeit sprechen schon ältere Versuche von BRAUNER aus dem Jahre 1922, in denen dekapitierte *Avena*-Keimlinge, denen *nach* der tropistischen Reizung im Dunkeln eine ungereizte Koleoptilspitze aufgesetzt wurde, merkliche Nachkrümmungen im Sinn der vorherigen Belichtung ausführten. Diese Versuche ließen, noch ohne Kenntnis der genaueren Natur der Wuchsstoffe, den Schluß zu, daß durch den Lichtreiz eine Polarisation im Gewebe hervorgerufen wird, die bei nachfolgender gleichmäßiger Zufuhr von Wuchsstoff dessen Wirkung asymmetrisch werden läßt. Hieraus ergibt sich ein neuer Aspekt: Läßt sich dieser Gesamtvorgang zeitlich in seine möglicherweise wuchsstoffunabhängige Induktion und in die wuchsstoffbedürftige Krümmungsreaktion trennen?

Eine solche Möglichkeit deutet bereits BOTJES (1938) für den Geotropismus an, der durch Verdunklung den Wuchsstoffgehalt junger Tomatensprosse soweit senken konnte, daß diese selbst in 24stündiger Dauerhorizontalstellung keine Aufkrümmung mehr zeigten. Bei Aufstellen in die Vertikallage zeigten die Pflanzen erst dann geotropische Nachkrümmungen im Sinne der vorherigen Exposition, wenn sie allseitig mit Auxinpaste versehen worden waren. Genauere Versuche über die Trennbarkeit der beiden Reaktionsschritte beim Geotropismus finden sich in der Arbeit von BRAUNER u. HAGER (1958). Die beiden Autoren fanden, daß geotropisch induzierte, wuchsstoffverarmte Pflanzen den perzipierten Reiz auch in vertikaler Lage bis zu 12 Std „im Gedächtnis behalten“ können und dann nach Wuchsstoffzufuhr noch mit einer Krümmung im Sinne der vorherigen Horizontalstellung reagieren.

Sehr interessant ist, daß auch bei einem anderen Tropismus, dem Elektrotropismus diese Trennung der beiden Phasen möglich ist (WEBSTER u. SCHRANK 1953).

Diese Übersicht macht es bereits wahrscheinlich, daß auch beim Phototropismus entsprechende Verhältnisse vorliegen dürften, wenn auch die erwähnte frühzeitige Mitbeteiligung einer photischen IES-Zerstörung zunächst dagegen zu sprechen scheint.

In der vorliegenden Arbeit wurde versucht, das Problem einer näheren Untersuchung zu unterziehen, welche Rolle dem Auxin beim Phototropismus zukommt: Ob es schon an der Induktion der Reizkette

beteiligt ist, oder ob es wie beim Geotropismus erst in der zweiten Phase, bei der Auslösung der Krümmungsreaktion in Funktion tritt. Es erschien schon deshalb wichtig, die Situation neuerlich zu überprüfen, da Versuche von DE WIT (1957) vorliegen, die gegen die Möglichkeit einer geotropischen Induktion beim Fehlen von Wuchsstoffen sprechen.

Die alte Beobachtung BRAUNERS vom Jahre 1922 bildet die Grundlage und den Ausgangspunkt für die Versuche der folgenden Arbeit. Dabei war es nun wesentlich, ein Objekt zu wählen, bei dem keine Wuchsstoff-Regeneration auftritt, da nur in diesem Fall eine genaue Trennung der wuchsstoffunabhängigen von der wuchsstoffbedürftigen Phase möglich ist. Es empfahl sich daher, die Versuche mit *Helianthus*-Keimlingen durchzuführen, die sich bereits bei entsprechenden geotropischen Versuchen bewährt hatten, da bei ihnen nach der Dekapitation der Wuchsstoffspiegel irreversibel absinkt. Als die Hauptergebnisse dieser Studie bereits vorlagen, erschien eine Arbeit von GUTTENBERG (1959), in welcher er, ausgehend von der alten Beobachtung BRAUNERS vom Jahre 1922 und den geotropischen Versuchen von BRAUNER u. HAGER (1958), eine Übereinstimmung des Photo- und des Geotropismus hinsichtlich des Primäreffektes an *Avena*-Keimlingen feststellen konnte.

Zu den Ergebnissen dieser Arbeit wird in den folgenden Abschnitten noch näher Stellung genommen werden.

B. Material und Methoden

1. Anzucht des Versuchsmaterials

a) Als Versuchsmaterial dienten Keimlinge von *Helianthus annuus* (Handelsbezeichnung: v. Boguslawskys Frühe), welche auf folgende Art angezogen wurden: Nach Gleichartigkeit ausgesuchte Samen wurden in Petrischalen auf feuchtem Filtrierpapier ausgelegt und 24 Std bei 27° C im Thermostaten angekeimt. Nach diesem Zeitraum hatten ihre Wurzeln eine Länge von etwa 2 mm. Sie wurden nun in kleine, mit gesiebter Gartenerde gefüllte Präparatengläschen (45 mm/20 mm Ø) eingepflanzt und in Lichtkammern eingebracht, in denen sie unter konstantem Licht-Dunkelwechsel von 14/10 Std bei etwa 70 % Luftfeuchtigkeit und annähernd konstanter Temperatur von 18—20° C aufwuchsen.

Zu den Versuchen wurden 5—6 Tage alte, möglichst gleichmäßig gewachsene Pflanzen von einer durchschnittlichen Länge von 4—5 cm verwendet.

Die Versuche wurden in einer Dunkelkammer bei einer Durchschnittstemperatur von 22° C ausgeführt.

Um vorher perzipierte Lichtreize abklingen zu lassen, wurden die Pflanzen bereits die Nacht vor dem Versuchsbeginn in den Dunkelraum gestellt.

b) Als Material für die Wuchsstofftestversuche wurde die Hafersorte „Fläming-Gold“ von der Saatzuchtanstalt Weißenstephan verwendet. Der Hafer wurde im Dunkeln in feuchtem Sägemehl bei einer Temperatur von 24° C und hoher Luftfeuchtigkeit herangezogen. Um das Auswachsen des Mesokotyls zu unterdrücken, wurden die gut angekeimten *Avena*-Körner 3 Std lang mit Rotlicht bestrahlt (BENTLEY 1950). Nach etwa 4 Tagen hatten die Keimlinge eine Länge von 20—25 mm erreicht und konnten für den Koleoptilzy lindertest (vgl. BENTLEY 1950) verwendet werden.

2. Wuchsstoffverarmung

Für die Versuche, für welche $\pm$ wuchsstoffverarmte *Helianthus*-Hypokotyle erforderlich waren, wurden die Keimlinge dicht unterhalb der Basis der Kotedonen dekapitiert. Die Kotedonarebene wurde am Glasrand markiert. Die Pflanzen wurden nun verschieden lange im Dunkelraum bei 22° C und 90 % relativer Luftfeuchtigkeit belassen.

3. Zufuhr von Wuchsstofflösungen

Zur Prüfung der Wirkung der Wuchsstoffe wurden den dekapitierten Hypokotylen mittels eines über die apikale Schnittfläche gestülpten konischen Capillarröhrchens die zu untersuchenden Lösungen zugeführt (vgl. BRAUNER u. VARDAR (1950).

4. Versuchsanordnung

Als Lichtquelle für die phototropischen Vorversuche diente eine mattierte 200 W-Osram-Glühbirne. Zur Ausschaltung der Wärmestrahlung war die Lampe in eine mit dest. H₂O gefüllte, runde Glasküvette eingetaucht. Diese wurde mittels einer Kupferspirale, die an die Wasserleitung angeschlossen war, während der Belichtung ausreichend gekühlt.

Die möglichst gerade und gleich groß gewachsenen Pflanzen wurden in entsprechender Entfernung im Halbkreis um die Lampe gestellt. Die Ermittlung der Lichtintensität am Ort der Pflanzen erfolgte mit einer Langeschen Photozelle. Für die Hauptversuche kamen jedoch zwei 1,20 m lange 40 W-Osram-Leuchtstoffröhren „HNT“ zur Verwendung. Zur Ausschaltung der Wärmestrahlung wurde zwischen Röhren und Pflanzen noch eine Glasscheibe eingefügt. Um Störungen durch reflektiertes Licht zu vermeiden, wurde jede Pflanze in eine Nische aus mattem schwarzem Papier gestellt.

Alle technischen Vorbereitungen wurden bei schwachem Rotlicht ausgeführt.

5. Auswertung und Sicherung

Die erzielten Krümmungen wurden als Schattenrißzeichnungen aufgenommen: Die gereizten Keimlinge bzw. Hypokotyle wurden wenige Millimeter vor einem mit Transparentpapier bespanntem Glasschirm angeordnet. Eine orangefarbene 25 W-Glühbirne (schwaches kurzdauerndes Orange-Licht führte zu keiner phototropischen Beeinflussung!) entwarf aus einer Entfernung von 60 cm auf dem Glasschirm ein scharfes Schattenbild der Keimlinge, das dann abgepaust wurde. Das Ausmaß der Krümmung wurde mittels folgender Methode bestimmt: Auf dem Schattenbild wurde durch die Mitte der oberen gekrümmten Hypokotylzone (bzw. Capillarröhre) eine Linie gelegt und ihr Winkel mit einer mitgezeichneten Lotlinie gemessen. Jede Meßreihe umfaßte mindestens 35 Einzelpflanzen.

Die statistische Bewertung der Meßergebnisse erfolgte durch Errechnung des mittleren Fehlers σ des jeweiligen arithmetischen Mittels nach der Formel:

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum d^2}{n(n-1)}}.$$

C. Vorversuche

I. Die phototropische Reaktion intakter Keimlinge auf einseitiges Dauerlicht verschiedener Intensität

Zunächst sollte mit dieser Versuchsreihe die für die Untersuchung der phototropischen Reaktion intakter *Helianthus*-Keimlinge günstigste Intensität ermittelt werden. Die etwa 6 Tage alten Keimlinge wurden

abends dunkelgestellt und tags darauf im Halbkreis so um eine 200 W-Osram-Glühbirne gruppiert, daß das Licht stets senkrecht zu der Medianebene der Kotyledonen auffiel. Durch entsprechende Wahl des Objektabstandes wurde die Belichtungsintensität von 100—3000 Lux variiert. Die Beobachtung erfolgte während einer 4stündigen Belichtungszeit. Zu jeder Serie dienten etwa 30 Einzelpflanzen. Die Versuchstemperatur betrug 19,5° C, die Luftfeuchtigkeit 45 %.

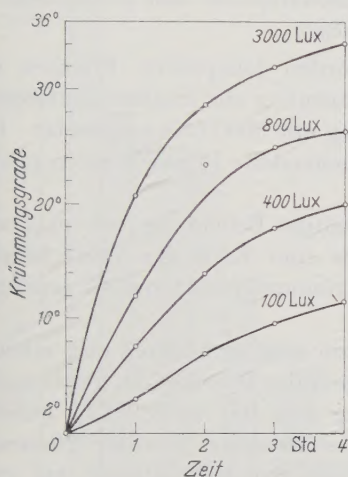


Abb. 1. Zeitlicher Verlauf der phototropischen Krümmung intakter Keimlinge bei den angegebenen Lichtintensitäten (Glühlicht)

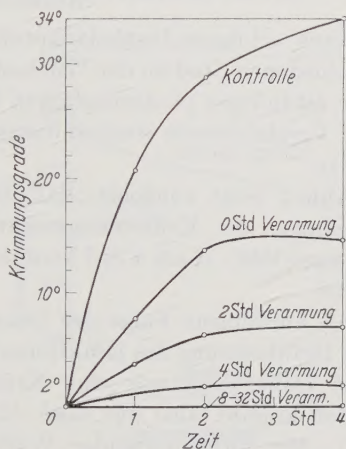


Abb. 2. Abfall des phototropischen Reaktionsvermögens dekapitierter Pflanzen mit zunehmender Verarmungsdauer. Lichtintensität: 3000 Lux Glühlicht

Wie aus den Kurven in Abb. 1 ersichtlich ist, nimmt die Krümmungsstärke im ganzen untersuchten Bereich mit der Lichtintensität zu, allerdings in exponential fallendem Maße. Die Intensität von 3000 Lux, die nach 4 Std bereits eine Krümmung von 34° auslöst, erwies sich für die folgenden Versuche als besonders günstig.

II. Die Reaktionen dekapitierter Keimlinge

1. Die Reaktionsgröße senkrecht bzw. parallel zu der Medianebene der Kotyledonen belichteter Pflanzen

Da die Hauptversuche dieser Arbeit größtenteils mit dekapitierten Pflanzen ausgeführt werden sollten, wurden zunächst die tropistischen Symmetrieverhältnisse des Hypokotyls untersucht: Es wurde geprüft, ob ein Unterschied im Reaktionsausmaß bei Belichtung senkrecht oder parallel zu der Kotyledonarebene auftritt. Um eine etwaige Beschattung durch die Kotyledonen zu vermeiden, wurden für obige Messungen frisch

dekapitierte Keimlinge mit praktisch noch unverändertem Wuchsstoffgehalt verwendet.

Die Krümmungswerte bei einer 3stündigen Bestrahlung mit 3000 Lux lassen erkennen, daß die senkrecht zur Kotyledonarebene belichteten Pflanzen um etwa 15% stärker reagieren als bei Belichtung in der Kotyledonarebene: 15,2° bzw. 13,2° (vgl. auch ZEYBEK 1957).

2. Wirkung der Dekapitation auf das phototropische und geotropische Reaktionsvermögen

Nach erfolgter Dunkeladaptation wurden dekapitierte Pflanzen in verschiedenen Stadien der Wuchsstoffverarmung und intakte Kontrollen einer 4stündigen phototropischen Reizung mit 3000 Lux ausgesetzt. In einer Vergleichsserie wurden ebenso vorbehandelte Pflanzen geotropisch gereizt:

Abb. 2 zeigt zunächst, daß die einseitige Belichtung bei intakten Keimlingen die Krümmungsreaktion bis zum Ende der Versuchszeit ansteigen läßt. Nach 4 Std konnte ein Krümmungswert von 34° erreicht werden.

Als auffälligste Folge der Dekapitation zeigt sich sofort eine erhebliche Herabsetzung des Reaktionsvermögens des Hypokotyls, wobei nach 4 Std Dauerbelichtung eine Krümmung von nur mehr 14,5° erzielt werden konnte, also nur noch 42,6% der Reaktion intakter Pflanzen (34°). Mit fortschreitender Wartezeit von der Dekapitation bis zur Reizung sinkt das Reaktionsvermögen weiterhin beträchtlich ab. Bereits nach 8 Std Verarmungsdauer kann bei 4stündiger Belichtung mit 3000 Lux keine phototropische Reaktion mehr festgestellt werden.

Die Krümmungsgeschwindigkeit der frisch dekapitierten Pflanzen bleibt während der ersten beiden Belichtungsstunden noch relativ konstant. Nach dieser kräftigen Anfangsphase verlangsamt sich aber die Bewegung im Gegensatz zu ihrem Verlauf bei den intakten Pflanzen sehr plötzlich, so daß am Ende der 4. Std der Abfall des Reaktionsvermögens infolge der Dekapitierung schon recht deutlich zum Ausdruck kommt. Im Vergleich zum Phototropismus zeigt sich beim Geotropismus eine ganz andere Situation. Aus Abb. 3 geht zunächst hervor, daß hier die Krümmungsreaktion der intakten Pflanzen stärker ausgeprägt ist als bei der untersuchten Lichtreizung: 4 Std-Wert 62°. Dekapitation bewirkt hier zwar ebenfalls einen Abfall des Reaktionsvermögens, jedoch tritt die hemmende Wirkung des Eingriffes viel später in Erscheinung. Der entsprechende 4 Std-Reaktionswert von frisch dekapitierten Pflanzen beträgt 48°, also immer noch 77,4% der Krümmung intakter Pflanzen.

Weiterhin zeigt das Säulendiagramm, daß die geotropisch gereizten, dekapitierten Pflanzen, im Gegensatz zu phototropisch gereizten während

der ersten 8 Verarmungsstunden ihr Reaktionsvermögen zunächst noch wenig verringern. Erst nach Verarmungszeiten über 8 Std nimmt die Reaktionsstärke drastisch ab. Völlige Inaktivierung tritt jedoch erst nach etwa 4 Tagen ein (vgl. BRAUNER u. HAGER 1958).

Schon A. BEYER (1932) hat darauf hingewiesen, daß *Helianthus*-Keimlinge noch lange nach der Dekapitation zur geotropischen Aufkrümmung fähig sind. Dieselbe Tatsache geht auch aus den Untersuchungen von RUGE (1941/42) hervor.

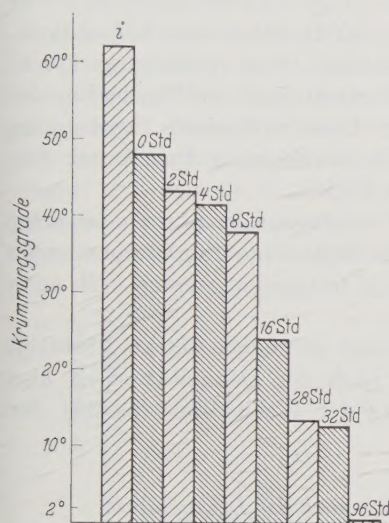


Abb. 3

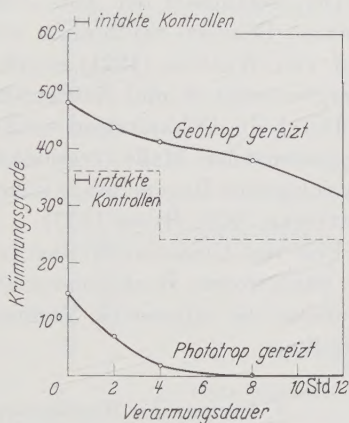


Abb. 4

Abb. 3. Abfall des geotropischen Reaktionsvermögens dekapitierter Pflanzen mit zunehmender Verarmungsdauer (in Stunden). 4 Std-Krümmungswerte. Zahlen über den Säulen: Verarmungsdauer in Stunden. i = intakte Kontrollen

Abb. 4. 4 Std-Werte der phototropischen und geotropischen Reaktion dekapitierter Pflanzen als Funktion der Verarmungszeit. Lichtintensität: 3000 Lux Glühlucht

In Abb. 4 sind zum besseren Vergleich die 4 Std-Werte der photo- und geotropischen Reaktion als Funktion der Verarmungszeit dargestellt.

3. Wirkung der Dekapitation auf das Streckungswachstum der Hypokotyle

Zur Beurteilung der verschiedenartigen Abhängigkeit der beiden Tropismen von den Folgen der Dekapitation wurde zunächst deren Einfluß auf das Streckungswachstum von *Helianthus*-Hypokotylen untersucht. Es war zu erwarten, daß eine Dekapitation infolge der Störung der ganzen Wachstoffsstoffkorrelation des Keimlings — von der anfänglichen Wundwirkung ganz abgesehen (BÜNNING 1927) — einen starken Abfall des Wachstums bedingt (DOLK 1936). Um den Verlauf des Abfalls der tropistischen Reaktionsfähigkeit nach der Dekapitation mit der entsprechenden Rate des Streckungswachstums vergleichen zu

können, wurde der Wachstumsverlauf von Keimlingen im intakten Zustand und nach darauffolgender Dekapitierung im Dunkeln mit Hilfe von Horizontalmikroskopen gemessen (Objektivvergrößerung $2,5\times$, Ocularvergrößerung $8\times$). Dazu wurde am Hypokotyl einige Millimeter unterhalb der Basis der Kotyledonen mit einem Gemisch von Paraffinöl und Kohle ein Punkt markiert. Die Ablesungen fanden in einstündigen Intervallen statt. Zunächst wurde die normale Wachstumsintensität der Keimlinge bestimmt, um zu sehen, wie groß die autonomen Schwankungen der Wachstumsintensität bei konstanten Außenbedingungen sind.

Der Anfangsast der Abb. 5 läßt erkennen, daß das Wachstum der intakten Pflanzen rhythmisch verläuft. Diese verbreitete Erscheinung wird von WALTER (1921) durch die Annahme einer Interferenz von Energieverbrauch und Nährstoffzufuhr erklärt.

Durch die Dekapitation wird die Wachstumsintensität wie erwartet in zunehmendem Maße vermindert. Eine dem *Avena*-Typ entsprechende physiologische Regeneration konnte nicht festgestellt werden (vgl. auch STRUGGER 1933, RUGE 1937).

Eine der Ursachen für das im Versuch gefundene starke Absinken des phototropen Reaktionsvermögens nach der Dekapitation ist also zweifellos die allgemeine Verminderung der Wachstumskapazität der Keimlinge.

4. Verlauf der Wuchsstoffabnahme nach der Dekapitation

Wie die Versuche von DIJKMAN (1934), LAIBACH u. MEYER (1935), RUGE (1941/42) und BRAUNER u. HAGER (1958) zeigten, befindet sich der Hauptwuchsstoffvorrat in den Kotyledonen. Nach VAN OVERBEEK (1933) liefert die Plumula etwa 25 % der von den Keimblättern abgegebenen Wuchsstoffmenge. Ziel der folgenden Versuche war es, nun festzustellen, in welchem Maße der noch im Hypokotyl vorhandene Wuchsstoffgehalt nach der Dekapitation im Laufe der Zeit abnimmt.

Zu diesem Zweck wurden die Hypokotyle nach verschiedenen langen Wartezeiten extrahiert und die Extrakte mit dem *Avena*-Koleoptilzylindertest auf ihren Wuchsstoffgehalt geprüft. Für jede Bestimmung dienten etwa 4 g 2 cm lange Hypokotylstücke, die mit etwas Quarzsand und 10 ml abs. Alkohol im Mörser auf dem Eisbad bei 0° zerrieben wurden. Nach 3 Std Extraktion im Eisschrank wurden die Proben abgenutzt und der Rückstand zweimal mit je 10 ml abs. Alkohol nachgewaschen. Der Extrakt wurde sodann im Vakuum bei 40° zur Trockne gebracht und der erhaltene Rückstand mit $10\text{ cm}^3\text{ m}/60\text{ prim. Kaliumphosphat (pH 4,8)}$ aufgenommen.

Als Testobjekt für die Wuchsstoffbestimmungen kamen (vgl. S. 113) 20 bis 25 mm lange *Avena*-Koleoptilen zur Verwendung. Sie wurden bei Rotlicht 2 mm unterhalb der Spitze dekapitiert, das Primärblatt wurde herausgezogen. Nach SCHNEIDER (1938) und BENTLEY (1950) nimmt das Wachstum der Koleoptilen sowie die Wirkung des zugeführten Wuchsstoffes mit dem Abstand von der Koleoptilspitze ab. Deshalb wurde aus dem obersten Bereich eines jeden Koleoptilstumpfes ein 10 mm langes Stück herausgeschnitten. Da durch Reduktion des Grund-

wachstums der Koleoptilzylinder eine erhöhte Empfindlichkeit des Testes erreicht wird (BENTLEY 1950), wurden die Stücke 3 Std mit einer 1 mg/l MnSO_4 -Lösung behandelt (NITSCH 1955). Danach wurden je zehn solcher Zylinder in kleine Petrischalen eingelegt, die je 10 cm³ gepufferte Versuchslösung bzw. als Kontrolle die entsprechende reine Phosphatlösung enthielten. Die Koleoptilen wurden nun 20 Std lang in diesen Lösungen auf die Schüttelmaschine gestellt. Nach dieser Zeit konnte der Zuwachs auf einer mit Millimeterpapier beklebten Glasplatte ausgemessen werden.

Das Versuchsergebnis (Abb. 6) zeigt, daß der Zuwachs der Koleoptilen in Extraktlösung aus 0-Tage verarmten Pflanzen einen Wert erreicht, der 2,7mal größer ist als der der Wasserkontrollen. Diese Wachstumszunahme ist bei einer eintägigen Verarmungsdauer um über ein Fünftel ihres Ausgangswertes zurückgegangen. Nach diesem erst drastischen Abfall sinkt der

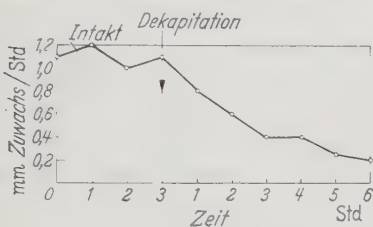


Abb. 5

Abb. 5. Abfall des Längenwachstums nach der Dekapitation

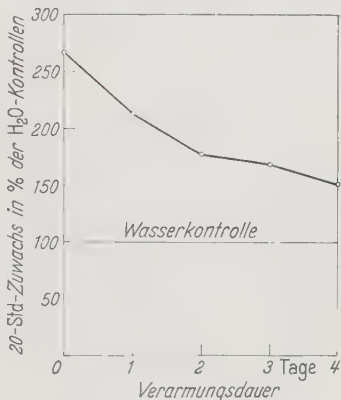


Abb. 6

Abb. 6. Wachstumsfördernde Wirkung des Extrakts verschieden lange verarmter *Helianthus*-Keimlinge im *Avena*-Zylindertest. Ordinate: Prozent-Zuwachs der Testzylinder; Abszisse: Verarmungsdauer

„Wuchsstoffspiegel“ während der folgenden Tage erheblich langsamer ab. Die Angabe von LAIBACH u. MEYER (1935), daß der Wuchsstoffgehalt nach der Dekapitation wieder steigen soll, konnte demnach übereinstimmend mit den Befunden von RUGE (1941/42) nicht bestätigt werden.

Der Verlauf der Wuchsstoffverarmung spricht dafür, daß die verschieden starke Verminderung der Krümmungsreaktion durch die Dekapitation bei geotropischer und bei phototropischer Reizung eine Erklärung darin findet, daß für die phototropische Reaktion eine wesentlich größere Auxinmenge benötigt wird als für den Mechanismus des Geotropismus.

Daß diese Vorstellung eines verschieden großen Wuchsstoffbedarfs bei den beiden Tropismen nicht unberechtigt ist, geht auch aus der Arbeit von BRAUNER u. VARDAR (1950) deutlich hervor, in der die Autoren darauf hinweisen, daß bei der geotropischen Reaktion die verfügbare Gesamt-Wuchsstoffmenge nicht reduziert, sondern nur zum

Teil transversal verlagert wird, und daß hier selbst mit einer Neuproduktion von Auxin oder seiner Umwandlung aus der gebundenen in die freie Form zu rechnen sei. Desgleichen konnte BARA (1957) durch quantitative Untersuchungen direkt nachweisen, daß die zur Erzielung einer jeweils maximalen Reaktion nötige IES-Konzentration bei den beiden Tropismen ungleich groß ist. — Auch ZEYBEK (1957) beobachtete das gleiche Phänomen.

Der Wuchsstoffmangel, der durch Dekapitation verursacht wird, kann jedoch nicht die alleinige Ursache des starken Abfalls des phototropischen Reaktionsvermögens nach der Dekapitation sein, da die phototropische Reaktionsfähigkeit viel schneller abfällt als der Wuchsstoffspiegel (vgl. Abb. 4 und 6).

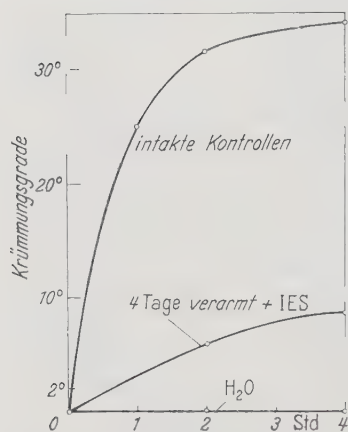


Abb. 7. Verlauf der phototropischen Krümmung intakter Pflanzen sowie von 4 Tage verarmten Hypokotylen im Dauerlicht bei apikaler IES- bzw. H₂O-Zufuhr. Lichtintensität: 5000 Lux Glühlucht

dargeboten. Die so präparierten Hypokotylstümpfe wurden dann mit 5000 Lux einseitig bestrahlt. Wie aus Abb. 7 zu ersehen ist, entwickelt sich nach 4stündiger Belichtungsdauer bei den IES-Proben eine Reaktion von nur 8,8°, während der Effekt bei den intakten Pflanzen 34,0° betrug. Die H₂O-Kontrollen blieben dagegen völlig ungekrümmt.

Aus diesen Ergebnissen geht hervor, daß die phototropische Krümmung zwar von der Gegenwart von Wuchsstoff abhängt, aber keinesfalls von diesem allein limitiert wird.

So könnte mit der Wuchsstoffverarmung im Gewebe auch ein Verlust anderer, möglicherweise die Funktion von Sensibilisatoren ausführenden Stoffe Hand in Hand gegangen sein. Die geringe Menge oder das völlige Fehlen solcher Sensibilisatoren könnte dann für die beobachtete schwache Krümmungsreaktion verantwortlich sein. Die Vermutung, daß es sich dabei um Riboflavin handeln könnte, liegt nahe.

5. Das phototropische Verhalten dekapitierter, verarmter Pflanzen bei künstlicher Wuchsstoffzufuhr

Um zu untersuchen, ob und inwieweit sich die phototropische Reaktionsfähigkeit dekapitierter, verarmter Pflanzen nach künstlicher Zufuhr von Auxinlösung wieder herstellen läßt, wurde 4 Tage verarmten Pflanzen von der apikalen Schnittfläche her (nach deren Erneuerung) durch ein aufgesetztes Capillarröhrchen 10 mg/l IES-Lösung zugeführt. Kontrollpflanzen wurde in gleicher Weise reines H₂O

Doch können nach der Ansicht GALSTONs (1958) auch andere blau absorbierende Pigmente, wie Folsäure, Vitamin K und gewisse Flavonoide, als am phototropischen Geschehen beteiligte Receptorpigmente in Frage kommen.

Daß auch ein Mangel an Nährstoffen (der ja bei 4tägiger Verarmung auf alle Fälle auftritt) sich als begrenzender Faktor bei den tropistischen Reaktionen auswirken kann, zeigten AVERY u. LA RUE (1938), die bei Versuchen an *Avena*-Koleoptilen 14 Std nach dem Abschneiden vom Korn ein Absinken der geo- und phototropischen Reaktion auf 20% des Normalwertes feststellen konnten, während die Wachstoffsstoffkonzentration nur auf 55—65% abnahm.

D. Hauptversuche

Nachwirkung der phototropischen Induktion

I. Das Verhalten intakter Pflanzen

Da in den Hauptversuchen dieser Studie die Nachwirkung der phototropischen Induktion bei dekapitierten Pflanzen untersucht werden sollte, war es zunächst von Interesse, die Folgen einer Vorbelichtung während der anschließenden Dunkelperiode an intakten Keimlingen kennenzulernen.

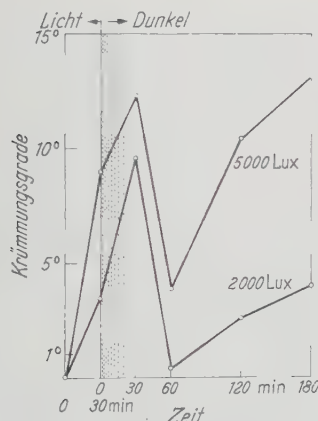


Abb. 8

Abb. 8. Verlauf der phototropischen Krümmung intakter Pflanzen bei 30 min Belichtung. Lichtintensität: 2000 Lux bzw. 5000 Lux Glühlicht

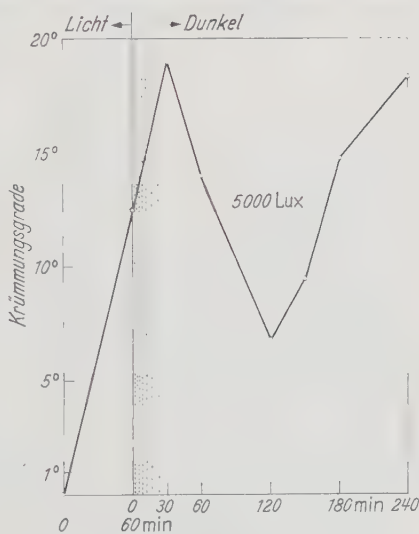


Abb. 9

Abb. 9. Verlauf der phototropischen Krümmung intakter Keimlinge bei 1stündiger Belichtung. Lichtintensität: 5000 Lux Glühlicht

In einer ersten Versuchsreihe wurden die Pflanzen relativ kurz, 30 min lang einseitig mit zwei verschiedenen Lichtstärken bestrahlt: 2000 Lux bzw. 5000 Lux. Es zeigte sich, daß die ausgelöste Krümmung

in beiden Fällen erst 30 min nach der Verdunklung ihr Maximum erreicht, 9,6° nach Bestrahlung mit 2000 Lux, 12,3° nach der stärkeren Reizung. Danach gehen die Krümmungen in beiden Fällen stark zurück und erreichen nach weiteren 30 min ein sehr ausgeprägtes Minimum. Es folgt nun ein neuerlicher Anstieg, der bei der 5000 Lux-Reaktion das erste Maximum bereits überschreitet (vgl. Abb. 8).

Es war nun zu prüfen, wie sich die Reaktionskurve bei längerer Belichtungszeit verändert. Untersucht wurde nur die höhere Lichtintensität 5000 Lux.

Abb. 9 zeigt, daß auch bei einstündiger Belichtung die Krümmung ihr Maximum 30 min nach dem Löschen der Lampe erreicht. Es liegt bei 19°, also um 6,7° höher als nach 30 min Belichtungszeit. Bei noch längerer Reizung mit dieser Lichtintensität (1½ Std) verschiebt sich das Maximum nicht weiter, es liegt jetzt am Ende der Lichtperiode. Die Pflanzen beginnen sich also in der anschließenden Dunkelperiode sofort zurückzukurven.

Da das Hauptproblem dieser Arbeit nur an dekapitierten Keimlingen entschieden werden konnte, wurde der oben geschilderte 1 Std-Versuch zunächst mit frisch dekapitierten Pflanzen wiederholt.

II. Das Verhalten dekapitierter Keimlinge

1. Einfluß von Auxinzufuhr

Frisch dekapitierte Pflanzen wurden unmittelbar vor der Belichtung in einer Versuchsreihe durch aufgesetzte Capillarröhrchen mit H₂O, in einer Parallelserie mit 10 mg/l IES-Lösung versorgt. In beiden Fällen wurde 1 Std mit einer Intensität von 5000 Lux belichtet und die nachfolgende Dunkelreaktion 4 Std lang beobachtet. Die Abb. 10 zeigt das Ergebnis: Die mit IES versorgten Hypokotyle beginnen annähernd ebenso schnell zu reagieren wie die intakten Pflanzen und erreichen zur gleichen Zeit, 90 min nach Beginn der Belichtung, ein fast ebenso hohes erstes Krümmungsmaximum (18°). Die nachfolgende Rückbewegung ist dagegen bei den dekapitierten Keimlingen erheblich stärker, und die zweite positive Krümmungsphase beginnt erst 1 Std später. — Die Wasserkontrollen reagierten wie zu erwarten wesentlich schwächer als die mit IES versorgten Pflanzen. Immerhin erreichen auch sie ein erstes Maximum von 10,5°. Da das Defizit durch IES-Zufuhr weitgehend ausgeglichen werden kann, ist die schwächere Reaktion der frisch dekapitierten Pflanzen wohl in erster Linie auf das Fehlen der Auxinquelle zurückzuführen.

2. Versuche zur Trennung der phototropischen Induktion von der Krümmungsreaktion

a) **Der Grundversuch.** In den nun folgenden Experimenten sollte — im Anschluß an die geotropischen Versuche von BRAUNER u. HAGER

(1958) — ein Versuch unternommen werden, den Perzeptionsvorgang von der induzierten Bewegungsreaktion zeitlich zu trennen. Dabei war das Hauptproblem wieder, ob für die Perzeption des phototropischen „Reizes“ die Gegenwart von Auxin notwendig ist. Daraus ergab sich das folgende Versuchsprinzip: Es mußten zunächst geeignete Belichtungsbedingungen gefunden werden, die in möglichst wuchsstofffreien Hypokotylen keine phototropische Krümmung mehr auslösen. Dann war zu prüfen, ob derart vorbelichtete Pflanzen in der nachfolgenden Dunkelperiode durch symmetrische Wuchsstoffzufuhr zu Krümmungen im Sinne der vorherigen Lichtreizung veranlaßt werden können.

Für die ersten Versuche dieser Art wurden in Anlehnung an die Erfahrungen von BRAUNER u. HAGER 4 Tage verarmte Hypokotyle verwendet und zur Reizinduktion wie in den Vorversuchen 5000 Lux Glühlichtbestrahlung von mehreren Stunden Dauer. Unter diesen Bedingungen wurden zwar bereits positive Ergebnisse erzielt. Die beobachteten Nachkrümmungen waren aber so schwach, daß sie sich statistisch nur schlecht sichern ließen. Wie schon angedeutet (vgl. S. 120—121), waren während der langen Verarmungsperiode neben dem Auxin vermutlich auch noch andere, für die phototropische Reaktion wesentlichen Stoffe abgebaut worden, unter anderem möglicherweise der Photosensibilisator. Es wurde daher zunächst die 4tägige Verarmungszeit auf 2 Tage verkürzt, was, wie aus den auf S. 116 beschriebenen Versuchen hervorgeht, bei phototropischer Reizung unbedenklich ist.

Ferner erwies es sich auch als günstig, die Belichtung statt mit der bisher verwendeten 200 W-Glühlampe mit Leuchtstoffröhren vorzunehmen. Das Wirkungsspektrum ihres Lichtes ist viel günstiger und ihre Wärmeproduktion beträchtlich geringer.

Die dekapitierten Pflanzen hatten nach 2tägiger Verarmungszeit ihr phototropisches Reaktionsvermögen vollkommen verloren. Sie wurden nunmehr 16 Std lang von zwei parallel montierten 40 W-Osram-

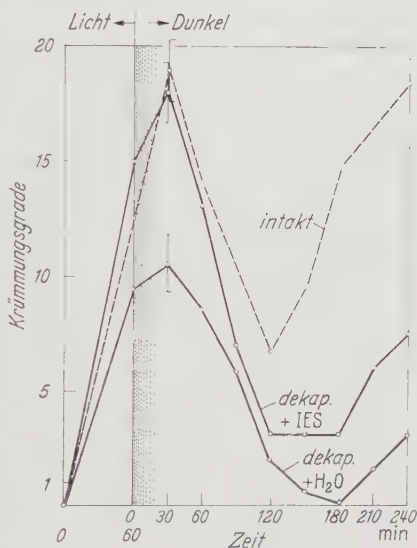


Abb. 10. Verlauf der phototropischen Krümmung dekapitierter Keimlinge bei und ohne IES-Zufuhr. Belichtungsdauer: 1 Std Lichtintensität: 5000 Lux Glühlicht. Gestrichelte Kurve: Reaktion der intakten Kontrollen. Für die Reaktionsmaxima ist der einfache mittlere Fehler angegeben

Leuchtstoffröhren „HNT“ einseitig mit 7000 Lux beleuchtet (Versuchsanordnung s. S. 114).

Die am Ende der Belichtungszeit völlig gerade gebliebenen Pflanzen wurden nunmehr im Dunkeln von der apikalen Schnittfläche her durch ein aufgesetztes Capillarröhrchen mit IES-Lösung (Konzentration 10 mg/l) versorgt. Zur Kontrolle dienten ebenso vorbehandelte Hypokotyle, die an Stelle der IES-Lösung reines H_2O zugeführt erhielten. Das tropistische Verhalten der so vorbehandelten Pflanzen wurde durch Schattenrißzeichnungen stündlich registriert.

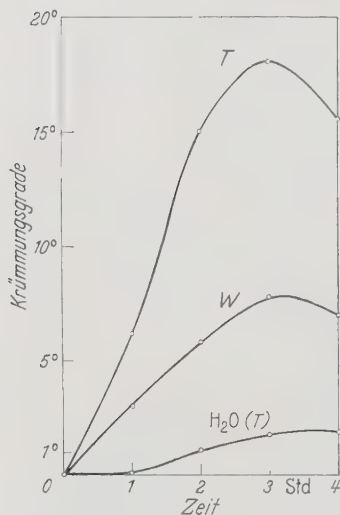


Abb. 11

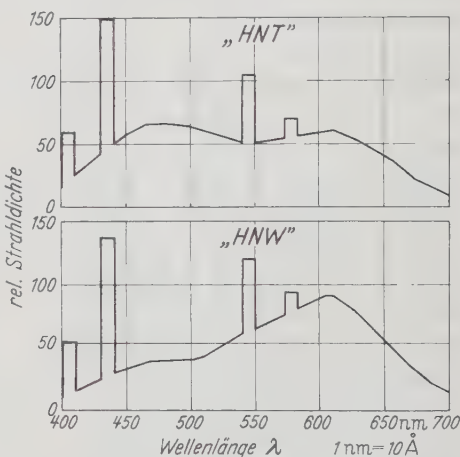


Abb. 12

Abb. 11. Verlauf der phototropischen Nachkrümmung dekapitierter, 2 Tage verarmter Pflanzen nach 16stündiger Vorbelichtung und anschließender IES-Versorgung. Anfang der Kurven: Zeitpunkt der IES-Zufuhr. *T* = Belichtung mit „Tageslicht“ Leuchtstoffröhren HNT. *W* = Belichtung mit „Weißlicht“ Leuchtstoffröhren HNW. H_2O = Wasserkontrollen

Abb. 12. Relative spektrale Energieverteilung in der Strahlung der verwendeten Leuchtstoffröhren HNT und HNW.

Abb. 11 zeigt das Ergebnis dieser Versuche: Die Wasserkontrollen lassen während der ersten Stunde noch keine Veränderung erkennen. Dann setzt eine ganz schwache positive Krümmung ein, deren Maximum unter 2° bleibt. Dieser geringfügige Effekt ist statistisch nicht gesichert (4 Std-Wert: $1,9 \pm 1,1^\circ$). Ganz anders verhalten sich die mit IES belieferten Hypokotyle. Hier kommt es bereits während der 1. Std zu einer ansehnlichen Krümmung, die nach 3 Std ihren Maximalwert von $18 \pm 1,4^\circ$ erreicht.

Nach der Erfahrung, daß Glühlicht selbst bei hoher Intensität in den verarmten Hypokotylen nur schwache Effekte hervorruft, schien es interessant, die induzierende Wirkung von Leuchtstoffröhren mit

längerwelliger Strahlenemission zu vergleichen. Eine Prüfung des Effektes von zwei parallel montierten 40 W-Osramröhren „Weiß“ ergab in der Tat beträchtlich schwächere Reaktion. Der Maximalwert, der auch hier 3 Std nach der Auxingabe erreicht wurde, betrug nur 7,8° (vgl. Abb. 11).

Die Abb. 12 zeigt die Energieverteilung im Licht der beiden Röhrentypen¹. Das Emissionsspektrum der Röhren „HNT“ ist erheblich reicher an blauen und blaugrünen Strahlen als die Röhre „HNW“. Nun hat BÜNNING (1938) bereits darauf hingewiesen, daß blaugrünes Licht für die phototropische Reaktion besonders wirksam ist, da es im Gegensatz zu den kurzwelligen blauvioletten Strahlen von Chlorophyll nicht absorbiert wird und daher für das Receptorsystem des Phototropismus ausreichend zur Verfügung steht.

b) Einfluß der Verarmungsdauer. Zur Prüfung der Frage, welchen Einfluß die Verarmungsdauer auf das Ausmaß der Entwicklung der Krümmungsreaktion ausübt, wurden 1—4 Tage lang verarmte Pflanzen wie im vorigen Versuch vorbelichtet und anschließend mit IES versorgt.

In Abb. 13 sind die Reaktionskurven der vier Versuchsgruppen nebeneinander gestellt. Zwischen dem Reaktionsvermögen der 1 und 2 Tage lang verarmten Hypokotyle besteht praktisch noch kein Unterschied. Erst vom 3. Verarmungstag an macht sich ein starker Abfall des Effekts bemerkbar. 3 Tage verarmte Pflanzen haben sich am Ende der 3. Std nur noch halb so stark gekrümmt wie die 1 und 2 Tage verarmten Pflanzen; nach 4 Tagen ist die Reaktion auf unter ein Drittel abgesunken.

Bemerkenswert ist ferner, daß ein deutliches Reaktionsmaximum, wie es für die 1 und 2 Tage verarmten Hypokotyle charakteristisch ist, nach längerer Verarmungsdauer während der 4stündigen Beobachtungszeit nicht mehr auftritt.

Die Tatsache, daß 1 und 2 Tage verarmte, vorbelichtete Pflanzen nach IES-Zufuhr eine zwölfmal stärkere Nachkrümmung ausführen als

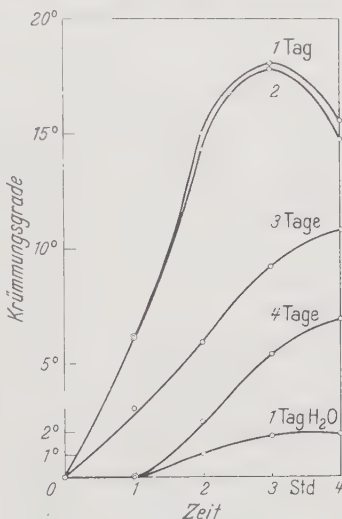


Abb. 13. Einfluß der Verarmungsdauer auf den Verlauf der phototropischen Nachwirkung. Pflanzen nach 1—4tägiger Verarmungsdauer 16 Std mit 7000 Lux (Leuchtstoffröhren „HNT“) vorbelichtet und anschließend mit IES versorgt. H₂O = Wasserkontrollen nach 1tägiger Verarmungszeit

¹ Die notwendigen Angaben verdanke ich der Fa. Osram.

die Wasserkontrollen, erscheint für unser Grundproblem von entscheidender Bedeutung.

Damit ergeben sich gute Analogien zu den eingangs erwähnten geotropischen Versuchen von BRAUNER u. HAGER (1958). Über ein durchaus entsprechendes Verhalten phototropisch gereizter *Avena*-

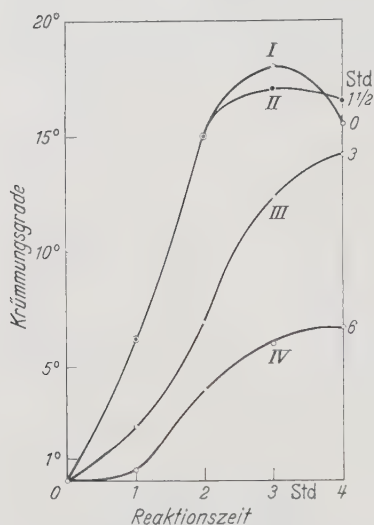


Abb. 14. Abklingen der phototropischen Nachwirkung mit der Wartezeit zwischen Belichtungsende und Auxingabe. Die Kurven I—IV zeigen den Verlauf der phototropischen Nachkrümmung nach 0—6 Std Wartezeiten. Vorbelichtung mit Leuchtstoffröhren „HNT“ 16 Std $\times$ 7000 Lux nach 2tägiger Verarmungszeit. Anfang der Kurven = Zeitpunkt der IES-Zugabe

Koleoptilen konnte auch v. GUTTENBERG (1959) in einer inzwischen erschienenen Arbeit berichten.

Die Vorstellung, daß die Primärreaktion beim Phototropismus in einer einseitigen während der Beleuchtung auftretenden Auxinphotolyse bestehen muß, ist nach diesen Versuchsergebnissen nicht mehr aufrechtzuerhalten. Dem Phototropismus scheint also ein Primäreffekt zugrunde zu liegen, der sich auch ohne die Gegenwart von Auxin abspielen kann. Man könnte zunächst an eine Verlagerung, Neubildung oder Zerstörung eines Cofaktors des Auxins denken, der die Wirkung des Wuchsstoffes in irgendeiner Weise beeinflusst.

Wie lange diese durch Licht induzierte Polarisation in einer darauffolgenden Dunkelperiode erhalten bleibt, wurde in dem folgenden Versuch nachgeprüft:

c) Dauer der Nachwirkung der induzierten Polarisation. 2 Tage vor

dem Versuch dekapitierte Keimlinge wurden wieder 16 Std lang mit Leuchtstoffröhren („HNT“) vorbelichtet. Vor der IES-Gabe wurden jetzt aber verschieden lange Wartezeiten im Dunkeln (0—6 Std) eingeschaltet.

In Abb. 14 sind die Kurven der anschließend beobachteten Krümmungseffekte dargestellt. Ihr Verlauf zeigt deutlich, daß das Ausmaß der Nachkrümmung mit der Länge der Wartezeit drastisch absinkt.

In Abb. 15 ist dieser Abfall unter Zugrundelegung des 3 Std-Wertes der Krümmungen dargestellt. Selbst nach einer Wartezeit von 6 Std kommt noch eine, wenngleich sehr schwache Reaktion von etwa 6° zustande. Durch Extrapolierung läßt sich nun ungefähr der Zeitpunkt feststellen, von dem an die Polarisation völlig ausgeklungen sein dürfte: ~ 12 Std.

Andererseits gestattet der harmonische Verlauf der Kurve die Ermittlung der „Halbwertszeit“ der Verarmung, der Zeit also, nach der

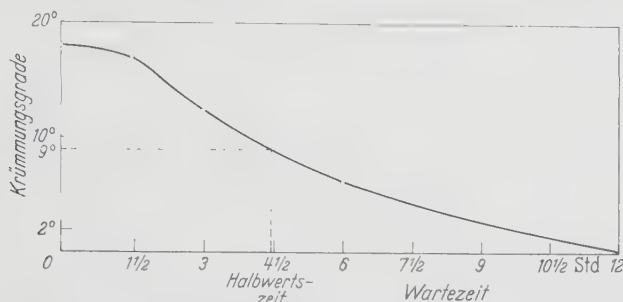


Abb. 15. Abklingen der phototropischen Nachwirkung mit der Wartezeit. Ordinate: Krümmungsmaxima der Abb. 14. Abszisse: Wartezeit. Vorbelichtung mit Leuchtstoffröhren „HNT“ 16 Std $\times$ 7000 Lux. Punktierte Linien zeigen die Ermittlung der Halbwertszeit

der Anfangsreaktionswert (18°) auf seine Hälfte (9°) abgesunken ist: Sie beträgt etwa $4\frac{1}{2}$ Std.

d) Wirkung gewebefremder synthetischer Wuchsstoffe. Schließlich sei im folgenden versucht, die Frage zu beantworten, ob die phototropisch induzierte Polarität spezifisch auf IES eingestellt ist.

2 Tage vor dem Versuch dekapitierte Pflanzen wurden wie in den vorhergehenden Versuchen 16 Std lang mit Leuchtstoffröhren („HNT“) einseitig belichtet. Nach der Belichtung wurden den Pflanzen mittels Capillarröhrchen äquimolekulare Lösungen folgender Wirkstoffe zugeführt:

β -Indolylessigsäure (IES) 10 mg/l
 Naphtylelessigsäure (NES) 10,6 mg/l
 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure (2,4 D) 12,6 mg/l
 Indolacetonitril (IAN) 8,9 mg/l

Abb. 16 zeigt, daß außer IES auch NES und 2,4 D Nachkrümmungen auslösen können, wenngleich diese viel schwächer als bei IES-Zufuhr ausfallen; dies gilt vor allem für 2,4 D, bei der das

Krümmungsmaximum nur noch 4° erreicht. IAN löst überhaupt keinen Effekt mehr aus [H_2O : $1,9 \pm 1,1^\circ$; IAN: $1,9 \pm 1,3^\circ$ (4 Std.-Werte)].

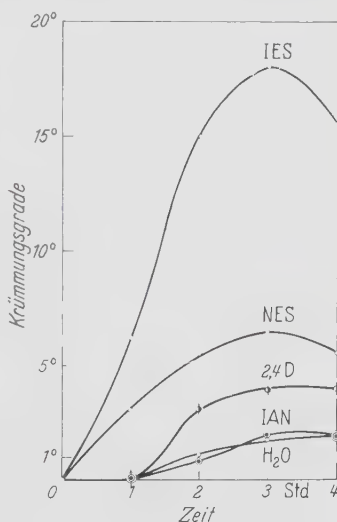


Abb. 16. Auslösung phototropischer Nachkrümmungen bei 2 Tage verarmten Pflanzen durch gewebefremde Wuchsstoffe. Zum Vergleich Reaktionskurve des entsprechenden IES-Versuches. Anfang der Kurven: Zeitpunkt der Wuchsstoffzugabe nach 16stündiger Vorbelichtung mit 7000 Lux (Leuchtstoffröhren HNT). IES = Indolylessigsäure; NES = Naphtylelessigsäure; IAN = Indolylacetonitril; 2,4 D = Dichlorphenoxyessigsäure

Demnach können also auch chemisch ganz andersartige Wuchsstoffe als IES die durch das Licht induzierte Asymmetrie in Erscheinung treten lassen, wie dies ja auch bei der geotropischen Induktion der Fall ist (vgl. BRAUNER u. HAGER 1958).

3. Einfluß des Lichtes auf die Wuchsstoffempfindlichkeit des Hypokotyls

Bereits mehrere Forscher haben vermutet, daß beim Zustandekommen der tropistischen Reaktionen ein unterschiedliches Reaktionsvermögen der gegenüberliegenden Flanken eine Rolle spielen könnte: So kommt DE WIT (1957) auf Grund geotropischer Versuche zur Auffassung, daß in der Horizontallage ein physiologischer Unterschied zwischen Ober- und Unterseite induziert wird, der in seinem Verhalten dem Wuchsstoff gegenüber zum Ausdruck käme. Er denkt hierbei an die Entstehung einer Differenz in der „sensitivity“ oder der „reactivity“ auf gleichmäßig verteilten Wuchsstoff. Für den *Phototropismus* konnte VAN OVERBECK (1933) an *Raphanus*-Keimlingen zeigen, daß das Reaktionsvermögen der Pflanzen (seiner Vermutung nach handelt es sich wahrscheinlich um das der Zellwände) auf Wuchsstoff im Licht geringer ist als im Dunkeln.

In Versuchen mit etiolierten Erbsen-Epikotylen konnten GALSION u. M. E. HAND (1949) feststellen, daß bei einer gegebenen Auxinkonzentration weißes Licht das Ausmaß des Wachstums herabsetzt. Diese Verminderung sei jedoch nicht auf eine Verringerung des Auxingehaltes im belichteten Gewebe zurückzuführen. „but rather to a light induced differential response to auxin“.

a) Wirkung einseitiger Belichtung. In den folgenden Versuchen wurde zunächst untersucht, ob der durch einseitige Belichtung ausgelöste Polarisationsprozeß eine verschiedene Reaktion der Licht- und der Schattenflanke auf nachträglich zugeführtes IES zur Folge hat.

Dies sollte zunächst mit folgenden Methoden geprüft werden: Bei der 1. Methode wurde das Längenwachstum der opponierten Hälften an längshalbierten Hypokotylstücken gemessen. 2 Tage verarmte Pflanzen wurden 16 Std lang mit Leuchtstoffröhren einseitig belichtet. Mit einem mikrotomartigen Spaltapparat wurden die Hypokotyle sodann genau in der Mitte in ihre ehemalige Licht- und Schattenhälfte getrennt. Aus jeder Spalthälfte wurde nun ein 1 cm langes Stück herausgeschnitten. Diese Stücke wurden schließlich, nach Flanken getrennt, in 10^{-4} m IES-Lösung gelegt. Nach 6stündiger Einwirkungszeit auf der Schüttelmaschine wurde die Verlängerung der Stücke gemessen. Dabei konnte jedoch kein Unterschied im Zuwachs der Licht- und Schatten-seite festgestellt werden.

Auch eine 2. Versuchsanordnung nach dem Prinzip des Went'schen Krümmungstestes führte zu keinem Ergebnis. Hierbei wurden 2 Tage verarmten, einseitig vorbelichteten Hypokotylstümpfen IES-getränkte Agarblöckchen auf die Schnittfläche über der ehemaligen Licht- bzw. der Schattenflanke aufgesetzt. Ein Unterschied zwischen den sich entwickelnden Krümmungen konnte nicht beobachtet werden.

Zum Erfolg führte erst die Anwendung der Lanolinpastenmethode. Die Paste wurde durch Verreiben von $1 \text{ cm}^3 \cdot 10^{-4} \text{ m}$ IES-Lösung mit 1 g Lanolin unter gelinder Erwärmung auf dem Wasserbad hergestellt. Dekapitierte, 2 Tage verarmte Pflanzen wurden wieder 16 Std lang mittels Leuchtstoffröhren einseitig vorbelichtet. Einer Gruppe der Pflanzen wurde nun auf der ehemaligen Lichtflanke ein 10 mm langer IES-Lanolin-Pastenstreifen aufgetragen; bei der anderen Gruppe wurde der Pastenstreifen auf die ehemalige Schattenseite aufgestrichen. Als Kontrollen dienten belichtete Pflanzen bei gleicher Behandlung mit H_2O -Lanolinpaste. Da nach ZEYBEK (1957) die Auxinempfindlichkeit des *Helianthus*-Hypokotyls auf den Seiten der Kotyledonarebene größer ist als senkrecht dazu, wurde darauf geachtet, daß die Paste auch bei den Kontrollen derselben Flanke appliziert wurde wie bei den Belichtungsversuchen.

In diesem Versuch reagierte die frühere Lichtflanke nach 2stündiger Einwirkungszeit der IES-Paste ausgesprochen schwächer als die Schattenseite. Nach 2stündiger Einwirkungszeit betrug der Unterschied $6 \pm 2^\circ$. Nach der 3. Std beginnen die Kurven zu konvergieren, was die Vermutung nahe legt, daß die durch das Licht verursachte Polarität langsam abzuklingen beginnt. Bemerkenswerterweise reagiert die Schattenflanke auf seitliche IES-Zufuhr noch stärker als die entsprechende Flanke von ungereizten Pflanzen. Die 3 Krümmungswerte betragen nach 2 Std. dem Zeitpunkt ihrer charakteristischsten Differenzierung:

Schattenflanke	$23,0 \pm 1,20^\circ$
Ungereizte Pflanze.	$19,8 \pm 1,55^\circ$
Lichtflanke	$17,0 \pm 1,60^\circ$

Die Reaktion der unbelichteten Hypokotyle liegt demnach ziemlich genau in der Mitte zwischen denen der Licht- und der Schattenflanke der einseitig vorbelichteten Proben (vgl. Abb. 17).

Aus dem Versuch geht also hervor, daß einseitige Belichtung die Wuchsstoffempfindlichkeit der opponierten Flanken gegensinnig beeinflusst. Es wäre daher mit der Möglichkeit zu rechnen, daß dieser Effekt durch die transversale Verlagerung eines auch im verarmten Gewebe noch vorhandenen Cofaktors des Auxins (vgl. BRAUNER u. HAGER 1958) hervorgerufen wird. Ob es sich bei diesem Cofaktor um einen Wuchsstoff-Synergisten oder um einen Antagonisten handelt, kann noch nicht

eindeutig entschieden werden. Im ersteren Fall müßte eine Verlagerung des Cofaktors von der Licht- zur Schattenseite angenommen werden; dieser würde dann dort das Reaktionsvermögen des Gewebes auf IES erhöhen und so eine Förderung des Wachstums selbst im Vergleich mit dem unbelichteter Pflanzen hervorrufen. Seine Konzentrationsabnahme auf der Lichtseite würde für das hier beobachtete Absinken der Reaktionsfähigkeit verantwortlich sein.

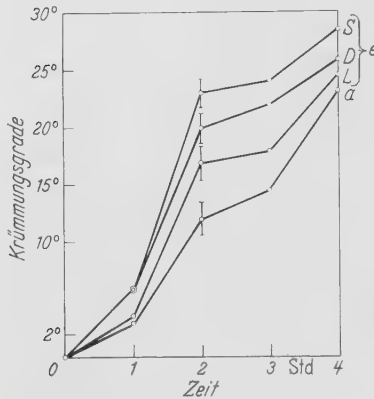


Abb. 17. Beeinflussung der Reaktionsfähigkeit des Hypokotylgewebes auf IES-Lanolinpaste durch einseitige bzw. antagonistische Vorbelichtung. 7000 Lux $\times$ 16 Std Leuchtstoffröhren „HNT“. S Schattenflanke; L = Lichtflanke; D = Dunkelkontrolle; e = Pflanzen einseitig vorbelichtet; a Pflanzen antagonistisch vorbelichtet. Anfang der Kurven = Zeitpunkt der Wachstoffsabgabe. — Für die 2 Std-Werte ist der einfache mittlere Fehler mit eingezeichnet

In diesem Zusammenhang ist auch an die Wachstumsversuche von BEYER (1927) zu erinnern, in denen die Schattenseite einseitig belichteter *Avena*-Keimlinge sich stärker verlängerte als eine völlig verdunkelte Koleoptile.

b) Einfluß antagonistischer Belichtung. Daß diese Verlagerung des Cofaktors aber nicht die alleinige Ursache des unterschiedlichen Wachstums von Licht- und Schattenseite sein kann, zeigt der folgende Versuch mit antagonistischer Beleuchtung (Abb. 17): Zur Verwendung kamen wiederum dekapierte, 2 Tage verarmte Pflanzen. Sie wurden diesmal mit je zwei Leuchtstoffröhren („HNT“) 16 Std lang antagonistisch vorbelichtet. Die photometrische Mitte zwischen den beiden Lampensystemen war vorher mit

intakten Testpflanzen festgestellt worden. Unmittelbar danach wurde auf eine Flanke der Hypokotyle ein 1 cm langer IES-Lanolinpastestreifen aufgetragen. Als Kontrollen dienten verdunkelt gehaltene Pflanzen.

Bereits nach der 1. Std war ein deutlicher Unterschied im Verhalten der Licht- und der Dunkelpflanzen zu beobachten, der nach 2 Std ein Maximum von fast 8° zugunsten der Dunkelpflanzen erreichte (Dunkelpflanzen $19,8 \pm 1,55^\circ$; Lichtpflanzen $12,0 \pm 1,42^\circ$). Nach der 3. Std steigt in diesen Versuchen die Lichtkurve wieder auffällig stark an, was zu einer drastischen Verringerung des Defizits gegenüber der Dunkelreaktion führt (Abb. 17). Am Ende der 4. Std beträgt der Unterschied zwischen den beiden Krümmungen nur noch $2,5^\circ$. Wie im vorigen Versuch zeigt sich also auch hier wieder die Tendenz eines langsamen Abklingens der Lichtwirkung.

In seiner kürzlich erschienenen Arbeit berichtet v. GUTTENBERG (1959) über einen ähnlichen Versuch mit Haferkoleoptilen, der den von uns beobachteten Grundeffekt *nicht* erkennen ließ:

Er belichtete dekapitierte, blatthaltige Haferkoleoptilen antagonistisch. Danach wurden den ungekrümmt gebliebenen Pflanzen auf die Schnittfläche einseitig Auxinagarblöckchen aufgesetzt und ebenso verdunkelt gebliebenen Kontrollen. In beiden Fällen, bei den Kontrollen wie auch bei den antagonistisch belichteten Pflanzen, traten völlig identische Krümmungen auf ($24,66^\circ$ bzw. $24,65^\circ$). Die Ursache dieses negativen Ergebnisses dürfte in der Methodik des Versuches liegen. Auch unsere *Helianthus*-Hypokotyle ließen ja bei Anwendung des Agarwürfeltestes keine Herabsetzung ihrer Wuchsstoffempfindlichkeit nach Belichtung erkennen. Der Grund für das Versagen dieser Methode läßt sich zur Zeit noch nicht erkennen.

Der in den oben geschilderten Auxinpastenversuchen beobachtete Effekt der antagonistischen Belichtung war so beträchtlich und auch statistisch so gut zu sichern, daß an seiner Realität nicht gezweifelt werden kann. Es ist daher bereits angebracht, die möglichen Ursachen seiner Entstehung zu erwägen. Daß symmetrische Beleuchtung unter allen geprüften Bedingungen die stärkste Verringerung der Auxinwirkung verursacht, läßt sich nicht mehr durch die alleinige Annahme einer Cofaktor-*Verschiebung* erklären, da der wirksame Stoff in diesem Fall höchstens bis zur Mittelebene des Organs verlagert worden sein könnte. Man wird daher an irgendeine allseitige Veränderung (Photolyse?) des Auxin-Cofaktors oder eines anderen für den Wachstumsmechanismus wesentlichen Stoffes denken müssen, die durch den höheren Lichtgenuß des Gewebes bei zweiseitiger Bestrahlung vermutlich ein größeres Ausmaß erreicht als in der Lichtflanke des einseitig beleuchteten Organs.

Eine ähnliche Vorstellung hat bereits GRADMANN (1930) entwickelt. Er nahm die Existenz zweier synergistischer, für sich allein unwirksamer Stoffe A und B an, die erst nach ihrer Vereinigung zum Komplex AB zum aktiven Wuchsstoff werden. A ist der Stoff, der in der Organspitze entsteht, B soll in den tieferliegenden Zonen produziert werden. GRADMANN nimmt an, daß tropistische Reizung primär eine Asymmetrie in der Bildung von B verursacht, die ihrerseits zu einer asymmetrischen Verteilung des von der Spitze kommenden Stoffes A führen soll.

Wenn man nun etwas präziser als Primäreffekt des Reizes eine *Inaktivierung* des Stoffes B annimmt, so liefert die Gradmannsche Hypothese auch eine Grundlage für die Erklärung der hemmenden Wirkung allseitiger Bestrahlung.

E. Schlußbemerkungen

Der Hauptbefund dieser Arbeit, daß Belichtung auch in wuchsstofffreien Hypokotylen die phototropische Reaktion zu induzieren vermag, ist mit den bisherigen Grundvorstellungen vom Wesen der phototropischen Induktion nicht zu vereinbaren. Denn diese setzen ja eine Mitwirkung des Auxins bereits an der primären Lichtreaktion voraus: Seine direkte Photolyse in der Lichtflanke oder seine unmittelbare Verlagerung nach der Schattenflanke.

Argumente gegen eine Beteiligung dieser beiden Faktoren an der phototropischen Wachstumskrümmung hat bereits REISENER (1958) vorgebracht. In seinen Versuchen mit *Avena*-Koleoptilen, die radioaktive IES aufgenommen hatten, war bei der 1. und 2. positiven Krümmung keine Querverschiebung des markierten Auxins nachzuweisen. Ferner stellte REISENER fest, daß Lichtmengen, die bereits die 2. positive Krümmung auslösen, in vitro mit Riboflavin sensibilisierte IES-Lösungen noch nicht zu photolysieren vermögen. REISENER denkt nun an eine Zerstörung von Vorstufen des Wuchsstoffes bzw. der zu seiner Bildung nötigen Enzyme oder eine Beeinflussung anderer, für das Wachstum bedeutsamer Wirkstoffe durch das Licht. Weiter rechnet er mit der Möglichkeit einer Aktivierung der natürlich vorhandenen IES-Oxydasen, etwa durch Zerstörung ihres Hemmstoffes sowie mit einer Änderung der Auxinempfindlichkeit des Gewebes. Schließlich werden auch Änderungen der Viskosität oder der Permeabilität als Primärursache für das Zustandekommen der Lichtkrümmungsreaktion in Erwägung gezogen. Da nun eine wirksame Photoinduktion auch im wuchsstoffverarmten Zustand möglich ist, stellt sich das Problem, welche primären Veränderungen im auxinfreien Gewebe noch möglich sind. Zunächst muß auch in ihm noch ein Photoacceptor vorhanden geblieben sein, der die einfallende Strahlung chemisch nutzbar macht. Weiter kann vermutet werden, daß im verarmten Gewebe noch ein Cofaktor des Auxins verblieben ist, dessen Menge oder Aktivität sich bei Bestrahlung ändert. Dafür sprechen die Ergebnisse unserer Auxinpastenversuche nach antagonistischer Belichtung.

Wie aus unseren IES-Pastenversuchen nach *einseitiger* Belichtung hervorgeht, scheint jedoch außer der Aktivitätsänderung auch eine zusätzliche Querverschiebung dieses Auxin-Cofaktors stattzufinden. Damit würde der Mechanismus der phototropischen Induktion in einem wichtigen Punkt dem Primäreffekt beim Geotropismus entsprechen (vgl. BRAUNER u. HAGER 1958). Ob es sich bei dem postulierten Cofaktor um einen Wuchsstoffsynergisten oder um einen Antagonisten handelt, kann zur Zeit noch nicht eindeutig entschieden werden. Die bisher vorliegenden Indizien sprechen zunächst für einen Synergisten. Eine konkrete Möglichkeit zur Interpretation des hier

wirksamen Systems ergibt sich aus der Vorstellung von LEOPOLD und seiner Schule, daß Indolylessigsäure ihre physiologische Wirksamkeit erst nach Anlagerung von Coenzym A (CoA) gewinnt. LEOPOLD u. GUERNSEY (1953) konnten wahrscheinlich machen, daß IES sich nur durch die reduzierte Form von CoA aktivieren läßt. Sollte nun CoA tatsächlich der gesuchte Wuchsstoff-Synergist sein, so würde eine Photooxydation seiner SH-Gruppe die bei Belichtung beobachtete Inaktivierung des Systems erklären.

Diese Vorstellung geht von der schon erwähnten Hypothese von GRADMANN (1930) aus. Nach der oben geschilderten Vorstellung wäre der von ihm postulierte Stoff A der Indolylessigsäure, der Stoff B dem Cofaktor (CoA !) gleichzusetzen. An Stelle der Annahme GRADMANNs daß durch die tropische Reizung primär eine asymmetrische Neubildung von B verursacht würde, müßte jetzt jedoch an seine Inaktivierung (Oxydation des CoA ?) gedacht werden.

Als der erste Schritt der Lichtwirkung wäre eine Erhöhung der H-Affinität des Sensibilisators (Riboflavin !) anzunehmen, die dann eine Oxydation der SH-Gruppe des CoA hervorrufen könnte. Da diese Oxydation reversibel ist, würde die Nachwirkungsdauer eines Lichtreizes der Regenerationszeit der SH-Form entsprechen.

Nimmt man also primär eine Cofaktor-Photolyse an, so müßte nicht mehr mit einer nachträglichen Zerstörung der IES selbst gerechnet werden, die ja auch v. GUTTENBERG (1959) für ausgeschlossen hält, sondern es würde dann einfach die Aktivierung der zuströmenden IES unterbleiben. Bei einseitiger Belichtung müßte sich daher „unverbrauchte“ IES auf der Lichtseite stauen und von dort zusätzlich nach der Schattenseite strömen, wo sie sich mit dem hier noch reichlich vorhandenen Cofaktor zum wirksamen Komplex verbinden würde.

Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, daß für die Induktion des Phototropismus die Gegenwart von Auxin *während* der Belichtung keineswegs Grundbedingung ist. Die geschilderten Beobachtungen schließen jedoch keineswegs aus, daß im wuchsstoffhaltigen Organ auch eine Photolyse oder eine Verlagerung von IES selbst an der Reaktion teilnehmen.

Daß der Erfolg der phototropischen Reizung häufig durch mehrere gleichsinnig wirkende Mechanismen gesichert wird, geht auch aus dem bekannten Versuch von BOYSEN-JENSEN (1928) hervor. Wird die gespaltene Spitze einer Koleoptile senkrecht zum eingesetzten Glimmerblättchen belichtet, so ist der Krümmungseffekt zwar stark abgeschwächt, aber keineswegs ganz aufgehoben. Dies zeigt wiederum, daß am Phototropismus der Koleoptile neben dem in diesem Versuch blockierten Quertransport eines Wuchsstoffes auch noch dessen einseitige Inaktivierung beteiligt ist. Offenbar verstärken diese beiden Faktoren beim phototropischen Induktionsvorgang normalerweise den Gesamteffekt der Belichtung, sie können sich aber auch gegenseitig vertreten.

Zusammenfassung

In dieser Arbeit wird das Problem untersucht, ob für die Induktion der phototropischen Reizkette die Anwesenheit von Auxin Grundbedingung ist. Als Versuchsobjekt diente das Hypokotyl von *Helianthus annuus*. In Vorversuchen wurde zunächst der Verlauf der phototropischen Reaktionen bei intakten und bei dekapitierten Keimlingen verglichen.

1. Intakte Keimlinge erreichen bei Dauerbestrahlung mit 3000 Lux Glühlicht senkrecht zu der Kotyledonarebene nach 4 Std einen Krümmungswert von 34° . Bei frisch dekapitierten Pflanzen ruft die gleiche Belichtung nur eine Reaktion von $14,5^{\circ}$ hervor.

2. Versuche bei Einschaltung verschieden langer Wartezeiten zwischen Dekapitation und Reizung zeigten, daß die Entfernung der Kotyledonen und der Plumula die phototropische Reaktionsfähigkeit des Hypokotyls beträchtlich früher und drastischer herabsetzt als sein geotropisches Reaktionsvermögen. Bereits nach 8 Std Verarmungsdauer rief 3000 Lux Dauerlicht keine Krümmung mehr hervor, während die geotropische Reaktion dann noch über 61 % der von intakten Pflanzen erreicht.

3. Der nach Dekapitation festgestellte Abfall der Wachstumsgeschwindigkeit ist nicht groß genug, um das schnelle Absinken des phototropischen Reaktionsvermögens durch den Verlust an Wuchsstoff erklären zu können.

4. Es ist daher zu vermuten, daß das Gewebe bei seiner Verarmung nicht nur Auxin verliert, sondern auch noch einen anderen Wirkstoff, der für die Auslösung des Phototropismus wesentlich zu sein scheint, nicht aber für die Induktion der geotropischen Krümmung. Wahrscheinlich handelt es sich dabei um einen Photosensibilisator. Für diese Annahme sprechen folgende Beobachtungen:

Belichtung von 4 Tage verarmten, mit synthetischer IES versehenen Hypokotylen führt im Vergleich zum Verhalten intakter Pflanzen nur zu schwachen Krümmungen ($\sim 26\%$ der normalen Reaktion). Solche Stümpfe reagieren jedoch geotropisch noch kräftig.

Frisch dekapitierte, mit IES versorgte Hypokotyle sind dagegen imstande Krümmungen auszuführen, die an jene intakter Pflanzen bis auf 95 % herankommen, während die mit dest. H_2O versehenen Kontrollen nur 55 % der normalen Reaktion erreichen. Der limitierende Faktor ist hier demnach das Auxin.

5. 2 Tage verarmte Hypokotyle lassen selbst bei 16stündiger Belichtung mit 7000 Lux (Leuchtstoffröhren „HNT“) keine phototropische Reaktion mehr erkennen. Werden sie jedoch *nach* der Reizung im Dunkeln von der Schnittfläche her symmetrisch mit IES-Lösung (10 mg/l) versorgt, so zeigen sie eine ansehnliche Nachkrümmung (18°)

im Sinne der vorherigen Reizrichtung. Bei Verlängerung der Verarmungsdauer über 2 Tage (Zeitabstand zwischen Dekapitation und Belichtung der Keimlinge) wird die Nachreaktion zunehmend abgeschwächt.

6. Auch gewebefremde Wuchsstoffe (NES, 2,4 D) lösen in dem durch das Licht polarisierten Organ phototropische Nachkrümmungen aus. Verglichen mit dem Effekt von IES, ist ihre Wirkung hier jedoch schwächer als in geotropisch induzierten Hypokotylen. IAN erwies sich, wie schon bei geotropischer Reizung, als inaktiv.

7. Die induzierte Polarisation wirkt auch nach dem Aufhören des Reizes noch mehrere Stunden lang nach. Selbst nach sechsstündiger Wartezeit ruft Auxinzufuhr noch deutliche Krümmungen im Sinne des ursprünglichen Lichtreizes hervor. Die nach $4\frac{1}{2}$ Std Wartezeit ausgelösten Nachkrümmungen erreichen noch 50% des Ausgangswertes („Halbwertszeit“).

8. Um zu ermitteln, ob an der beobachteten Polarisation eine Veränderung des Reaktionsvermögens des belichteten Gewebes auf Auxin beteiligt ist, wurden wuchsstoffverarmte, antagonistisch vorbelichtete Hypokotyle und entsprechende Dunkelkontrollen einseitig mit Auxinpastenstreifen versehen. Nach 2 Std betrug die Krümmungsreaktion der Lichtpflanzen 12° , die der Dunkelpflanzen dagegen $19,8^\circ$. Nach *einseitiger* Vorbelichtung reagierte die Dunkelflanke stärker, die Lichtflanke dagegen schwächer als die entsprechende Flanke der Dunkelkontrollen. Aus diesem Ergebnis ist zu schließen, daß der lichtempfindliche Cofaktor des Auxins bei allseitiger Belichtung seine Konzentration verändert, bei einseitiger Belichtung sich aber auch transversal verlagert.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, Herrn Prof. Dr. LEO BRAUNER für die Überlassung des Themas, für das stete freundliche Interesse am Fortgang dieser Arbeit sowie für seine zahlreichen Anregungen herzlichst zu danken.

Herrn Oberwerkmeister RICHARD FEHLNER danke ich für die Anfertigung von Versuchsinstrumenten.

Literatur

- AUDUS, L. J., and M. E. BROWNBRIDGE: Studies on the geotropism of roots
I. Growth rate distribution during response and the effects of applied auxin.
J. exp. Bot. 8, 105—124 (1957).
- AVERY, G. J., and C. D. LA RUE: Growth and tropic responses of excised *Avena*
coleoptiles in culture. *Bot. Gaz.* 100, 186—199 (1938).
- BARA, M.: La quantité fonctionnelle relative de l'hétéroauxine dans les réactions
phototropiques et géotropiques. *Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul B* 22, 209—236
(1957).
- BENTLEY, J. A.: An examination of a method of auxin assay using the growth of
isolated section of *Avena* coleoptiles in test solutions. *J. exp. Bot.* 1, 201—213
(1950).

- BEYER, A.: Experimentelle Studien zur Blaauwschen Theorie I, 1. Mitteilung: Die Wachstumsverhältnisse bei der phototropischen Krümmung vorbelichteter *Avena*-Keimlinge. *Planta* (Berl.) **4**, 411—436 (1927).
- Untersuchungen zur Theorie der pflanzlichen Tropismen. *Planta* (Berl.) **18**, 506—524 (1932).
- BOSE, I. C.: *Comparative Electrophysiology*. London 1907.
- BOTJES, J. O.: Induction of polarity by geotropical stimulation in tomato plants lacking growth substance owing to being kept in the dark. *Proc. kon. med. Akad. Wet.* **41** (2), 161—166 (1938).
- BOYSEN JENSEN, P.: Die phototropische Induktion in der Spitze der *Avena*-Koleoptile. *Planta* (Berl.) **5**, 464—477 (1928).
- BRAUNER, L.: Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. *Z. Bot.* **8**, 497—547 (1922).
- Untersuchungen über das geoelektrische Phänomen. *Jb. wiss. Bot.* **66**, 381—427 (1927).
- Untersuchungen über die Photolyse des Heteroauxins I. *Z. Bot.* **41**, 291—341 (1953).
- , u. A. HAGER: Versuche zur Analyse der geotropischen Perzeption I. *Planta* (Berl.) **51**, 115—147 (1958).
- , u. Y. VARDAR: Über die Funktion der Lamina bei der phototropischen und geotropischen Reaktion des *Tropaeolum*-Blattes. *Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul B* **15**, 269—299 (1950).
- BRIGGS, W. R., R. D. TOCHER and J. F. WILSON: Phototropic auxin redistribution corn coleoptiles. *Science* **126**, 210—212 (1957).
- BÜNNING, E.: Untersuchungen über traumatische Reizung von Pflanzen. *Z. Bot.* **19**, 433—472 (1927).
- Aufnahme und primäre Wirkung der Lichtreize in der Pflanze. *Forsch. Fortschr. dtsch. Wiss.* **14**, 56—57 (1938).
- , u. H. J. REISENER: Versuche mit radioaktiver IES zur Prüfung der sog. Ablenkung des Wuchshormonstromes durch Licht. *Z. Naturforsch.* **11b**, 363—364 (1956).
- BURKHOLDER, P. R., and E. S. JOHNSTON: Inactivation of plant growth substance by light. *Smithson. Inst. Misc. Coll.* **95**, 1—14 (1937).
- BUY, H. G. DU: Über Wachstum und Phototropismus von *Avena sativa*. *Rec. Trav. bot. néerl.* **30**, 798—925 (1933).
- DIJKMAN, M. J.: Wuchsstoff und geotropische Krümmung bei *Lupinus*. *Rec. Trav. bot. néerl.* **31**, 391—450 (1934).
- DOLK, H. E.: Geotropism and the growth substance. *Rec. Trav. bot. néerl.* **33**, 509—585 (1936).
- GALSTON, A. W.: Inactivation of enzymes by visible light in the presence of Riboflavin. *Science* **109**, 485—486 (1949).
- Phototropism of stems, roots and coleoptiles. In *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. 17/1, S. 492—529. 1958.
- , and M. E. HAND: Studies on the physiology of light action I. Auxin and light inhibitions of growth. *Amer. J. Bot.* **36**, 85—94 (1949).
- GORDON, S. A., and M. EIB: Auxin transport in the phototropic response. *Plant Physiol.* **31**, Suppl. XIV (1956).
- GRADMANN, H.: Die tropistischen Krümmungen als Auswirkungen eines gestörten Gleichgewichtes. *Jb. wiss. Bot.* **72**, 513—610 (1930).
- GUTTENBERG, H. v.: Über die Perzeption des phototropen Reizes. *Planta* (Berl.) **53**, 412—433 ((1959).

- LAIBACH, F., u. F. MEYER: Über die Schwankungen des Auxingehaltes bei *Zea mays* und *Helianthus annuus* im Verlauf der Ontogenese. *Senckenbergiana* **17**, 73—86 (1935).
- LEOPOLD, A. C., and F. S. GUERNSEY: A theory of auxin action involving Coenzyme A. *Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.)* **39**, 1105—1111 (1953).
- NITSCH, J. P.: Methods for the investigation of natural auxins and growth inhibitors. In: *The chemistry and mode of action of plant growth substances*. London 1955.
- OPPENORTH, W. F. F.: On the role of auxin in phototropic and lightgrowth reaction of *Avena coleoptiles*. *Rec. Trav. bot. néerl.* **38**, 287—372 (1941).
- OVERBEEK, J. VAN: Wuchsstoff, Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus bei *Raphanus*. *Rec. Trav. bot. néerl.* **30**, 537—626 (1933).
- E. S. DE VASQUEZ and S. A. GORDON: Free and bound auxin in the vegetative pine-apple plant. *Amer. J. Bot.* **34**, 266—270 (1946).
- PAÄL, A.: Über phototrope Reizleitung. *Jb. wiss. Bot.* **58**, 406—453 (1918).
- REINERT, I.: Über die Wirkung von Riboflavin und Carotin beim Phototropismus von *Avena-Koleoptilen* und bei anderen pflanzlichen Reizreaktionen. *Z. Bot.* **41**, 103—122 (1953).
- REISENER, H. J.: Untersuchungen über den Phototropismus der *Avena-Koleoptile*. *Z. Bot.* **46**, 474—505 (1958).
- RUGE, U.: Untersuchungen über den Einfluß des Heteroauxins auf das Streckungswachstum des Hypokotyls von *Helianthus annuus*. *Z. Bot.* **31**, 1—56 (1937).
- Über die geotropische Aufkrümmung dekapitierter *Helianthus*-Keimlinge. *Planta (Berl.)* **32**, 176—186 (1941/42).
- SCHNEIDER, C. L.: The interdependence of auxin and sugar for growth. *Amer. J. Bot.* **25**, 258—270 (1938).
- STRUGGER, S.: Über das Wachstum dekapitierter Keimpflanzen. *Ber. dtsch. bot. Ges.* **51**, 193—209 (1933).
- THIMANN, K. V.: Plant growth hormones. In: *Symposium, The chemistry and physiology of growth*, edit. by Parpart. Princeton: A. K. Princeton Univ. Press 1949.
- WALLER, A. D.: *Signs of Life*. New York 1903.
- WALTER, H.: Wachstumsschwankungen und hydrotrop. Krümmungen bei *Phycomyces nitens*. *Z. Bot.* **13**, 673—718 (1921).
- WEBSTER jr., W. W., and A. R. SCHRANK: Electrical induction of lateral transport of 3-IAA in the *Avena-coleoptile*. *Arch. Biochem.* **47**, 107—118 (1953).
- WENT, F. W.: Wuchsstoff und Wachstum. *Rec. Trav. bot. néerl.* **25**, 1—114 (1929).
- WIT, J. L. DE: Growth-substance relations in the *Avena-coleoptile*, studied by means of the geotropic response. *Acta bot. neerl.* **6**, 1—45 (1957).
- ZEYBEK, N.: Untersuchungen über den Mechanismus von artifiziell ausgelösten Wachstumstorsionen an *Helianthus annuus* Hypokotylen. *Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul B* **22**, 1—44 (1957).

Dr. ROSEMARIE DIEMER,

München 19, Menzinger Str. 67, Botanisches Institut der Universität

Lebenslauf

Am 25. Juli 1936 wurde ich, ROSEMARIE DIEMER, als einzige Tochter des Dipl. Brauereiingenieurs HANS DIEMER und seiner Ehefrau FRIEDA DIEMER, geb. SANZENBACHER in Höchstädt/Donau geboren.

Nach 4jährigem Besuch der Volksschule trat ich 1946 in die Mädchenrealschule in Dillingen/Donau ein. 1950 wechselte ich an das Humanistische Gymnasium in Dillingen/Donau, Abteilung Oberrealschule, über. Nach erfolgreich abgelegter Reifeprüfung im Jahre 1954 immatrikulierte ich mich im Wintersemester 1954/55 an der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität München. Ich studierte dort 8 Semester und arbeite seit Sommer 1958 unter der Anleitung von Herrn Professor Dr. LEO BRAUNER an meiner vorliegenden Dissertation.

